

1137 A

BRITISH MUSEUM
(NATURAL HISTORY)

15 FEB 1990

EXCHANGED
GENERAL LIBRARY

Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano

Vol. 130 (1989), n. 10, pagg. 149-158

Milano, novembre 1989

Giovanni Pinna (*)

Sulla regione temporo-jugale dei rettili placodonti e sulle relazioni fra placodonti e ittiopterigi

Riassunto — La regione temporo-jugale dei placodonti si è modificata nel corso dell'evoluzione del gruppo. In tutti i placodonti evoluti l'arcata temporale è formata da postorbitale, jugale e quadrato-jugale; e lo squamoso è separato dal postorbitale. Nei placodonti primitivi (*Paraplacodus*) jugale e quadrato-jugale sono ridotti e il quadrato-jugale non raggiunge il margine della finestra temporale. In queste forme la struttura della regione temporo-jugale è del tutto simile a quella degli ittiopterigi primitivi.

Si concorda con l'ipotesi di Mazin sull'affinità fra placodonti e ittiopterigi.

Abstract — On the temporo-jugal region of placodonts and the relationships between Placodontia and Ichthyopterygia.

The temporo-jugal region of placodonts has modified during the course of their evolution. In all advanced placodonts the temporal arch is formed by postorbital, jugal and quadratojugal; the squamosal is separated from postorbital. In primitive placodonts (*Paraplacodus*) jugal and quadratojugal are reduced and the quadratojugal does not reach the edge of the temporal fenestra. In these forms the structure of the temporo-jugal region is quite similar to that of the primitive Ichthyopterygia.

The author agrees with Mazin's hypothesis about the relationships between placodonts and Ichthyopterygia.

Key words: Placodontia, *Paraplacodus*, Ichthyopterygia, evolution.

Introduzione

La struttura della regione temporo-jugale dei placodonti è stata sempre di difficile interpretazione a causa dello scarso materiale scheletrico a disposizione e delle non sempre buone condizioni di conservazione dei materiali

(*) Museo Civico di Storia Naturale di Milano.

fossili. Essa è stata analizzata fino ad oggi solo su cinque esemplari, gli unici che potessero permettere una discreta ricostruzione:

- due esemplari di *Placodus gigas*, e cioè l'esemplare BT13 del Muschelkalk superiore di Bayreuth studiato da Sues nel 1987, e l'esemplare del Muschelkalk superiore di Hegnabrunn studiato da Broili nel 1912;
- un esemplare di *Placochelys placodonta* studiato da Jaekel nel 1907, da Huene nel 1931 e da Kuhn-Schnyder nel 1963 e nel 1980;
- un esemplare di *Macrop lacus reaticus* del Retico di Hinterstein studiato da Schubert-Klempnauer nel 1975;
- un esemplare di *Psephoderma alpinum* del Retico del Monte Cornizzolo studiato da Pinna nel 1976 e nel 1980.

A questi crani devono aggiungersi due altri esemplari nei quali la regione temporo-jugale viene analizzata per la prima volta in questo lavoro:

- un esemplare di *Parap lacodus broilii* e un esemplare di *Cyamodus hildegar-dis* della Grenzbitumenzone di Monte San Giorgio.

Placodus gigas

Nel 1987 Sues ha pubblicato la descrizione osteologica del cranio di *Placodus gigas* del Muschelkalk superiore di Bayreuth appartenente alla collezione dell'Oberfränkisches Erdgeschichtliches Museum di Bayreuth (cat. n. BT13).



Fig. 1ab — *Placodus gigas*, cranio in norma laterale, Muschelkalk di Bayreuth ($\times 0,5$). Oberfränkisches Erdgeschichtliches Museum, Bayreuth, es. BT 13. Le frecce indicano le false suture.

Dall'analisi di tale cranio Sues ha dedotto caratteristiche osteologiche tali da ritenere possibile un'origine diapside dei placodonti e da permettere di escludere per contro ogni relazione fra placodonti e sauroterigi e fra placodonti e ittioterigi.

Un'analisi del cranio BT13 da me effettuata ha mostrato che la ricostruzione della regione temporale di *Placodus gigas* effettuata da Sues non è corretta. In particolare ho riscontrato che:

1. sul fianco dell'arcata temporale non esiste la lunga sutura orizzontale fra quadrato-jugale e squamoso che Sues ha indicato. Evidentemente l'autore ha considerato come sutura fra le due ossa sull'arcata temporale sinistra una ben evidente linea di frattura mineralizzata (fig. 1a) e sull'arcata temporale destra una linea di frattura che però difficilmente può essere interpretata come una sutura (fig. 1b).

2. Lungo il margine posteriore della fossa temporale è presente, su ambo i lati del cranio, una sutura separante il quadro-jugale dallo squamoso (fig. 2).



BRITISH MUSEUM
(NATURAL HISTORY)
15 FEB 1990
EXCHANGED
GENERAL LIBRARY

Fig. 2 — *Placodus gigas*, cranio in norma dorsale, Muschelkalk of Bayreuth ($\times 0,5$). Oberfränkisches Erdgeschichtliches Museum, Bayreuth, es. BT 13. Le frecce indicano la posizione delle suture fra quadrato-jugale e squamoso.

Contrariamente a quanto descritto da Sues il quadrato-jugale è un osso molto alto che forma tutta la metà posteriore dell'arcata temporale, forma parte del margine laterale della finestra temporale, anteriormente è in contatto con lo jugale e con il postorbitale, e separa ampiamente il postorbitale dallo squamoso. Per contro questo è ridotto, è spostato posteriormente e forma un breve tratto del margine posteriore della fossa temporale (fig. 3a, 3b).

La lunga sutura orizzontale dividente il quadrato-jugale dallo squamoso individuata da Sues non fu rilevata nel cranio di Hegnabrunn da Broili (1912), che interpretò il grande osso posteriore dell'arcata temporale come squamoso e ritenne assente il quadrato-jugale. (fig. 3c).

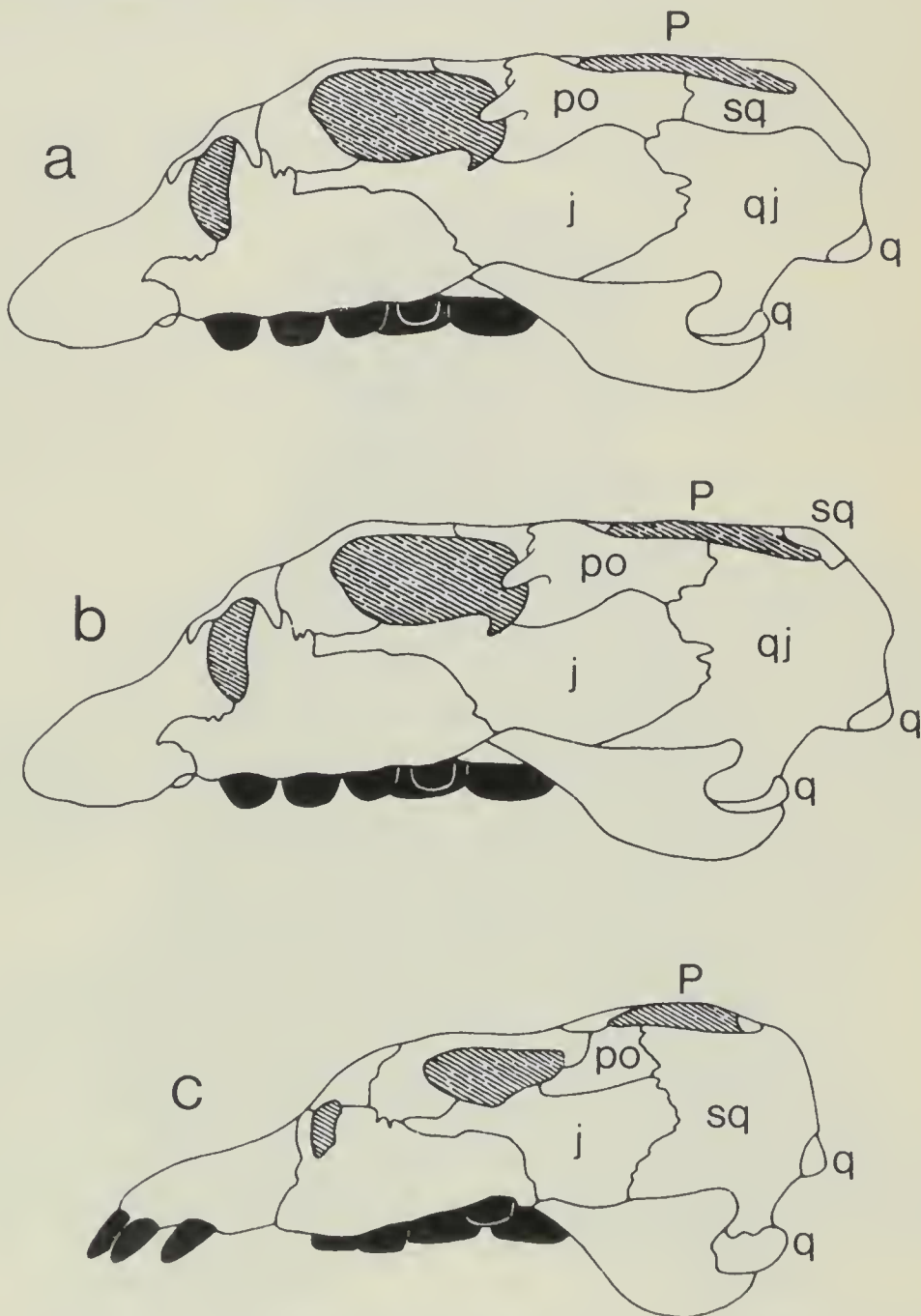


Fig. 3 — Ricostruzione della regione temporo-jugale di *Placodus gigas* secondo Sues 1987 (a), Pinna 1988 (b), Broili 1912 (c).

j = jugale; P = parietale; po = postorbitale; q = quadrato; qj = quadrato-jugale; sq = squamoso.

Placochelys placodonta

La ricostruzione dell'arcata temporale di *Placochelys placodonta* fu effettuata in modo diverso da Jaekel, da Huene e da Kuhn-Schnyder.

Jaekel (1907) rilevò una lunga sutura orizzontale circa a metà altezza della porzione posteriore dell'arcata temporale e ritenne che essa separasse il quadrato-jugale dallo squamoso (fig. 4a). Tale sutura non fu identificata da Huene (1931), che tuttavia suppose la presenza di un quadrato-jugale inferiore e di uno squamoso posto superiormente a questo (fig. 4b), e da Kuhn-Schnyder (1963 e 1980) che ricostruì un largo quadrato-jugale esteso fino a prendere parte al margine della fossa temporale e separante il postorbitale dallo squamoso (fig. 4c). Sia Huene, sia Kuhn-Schnyder analizzarono il cranio di *Placochelys placodonta* dopo una sua accurata preparazione, avvenuta dopo che il cranio stesso era stato studiato da Jaekel.

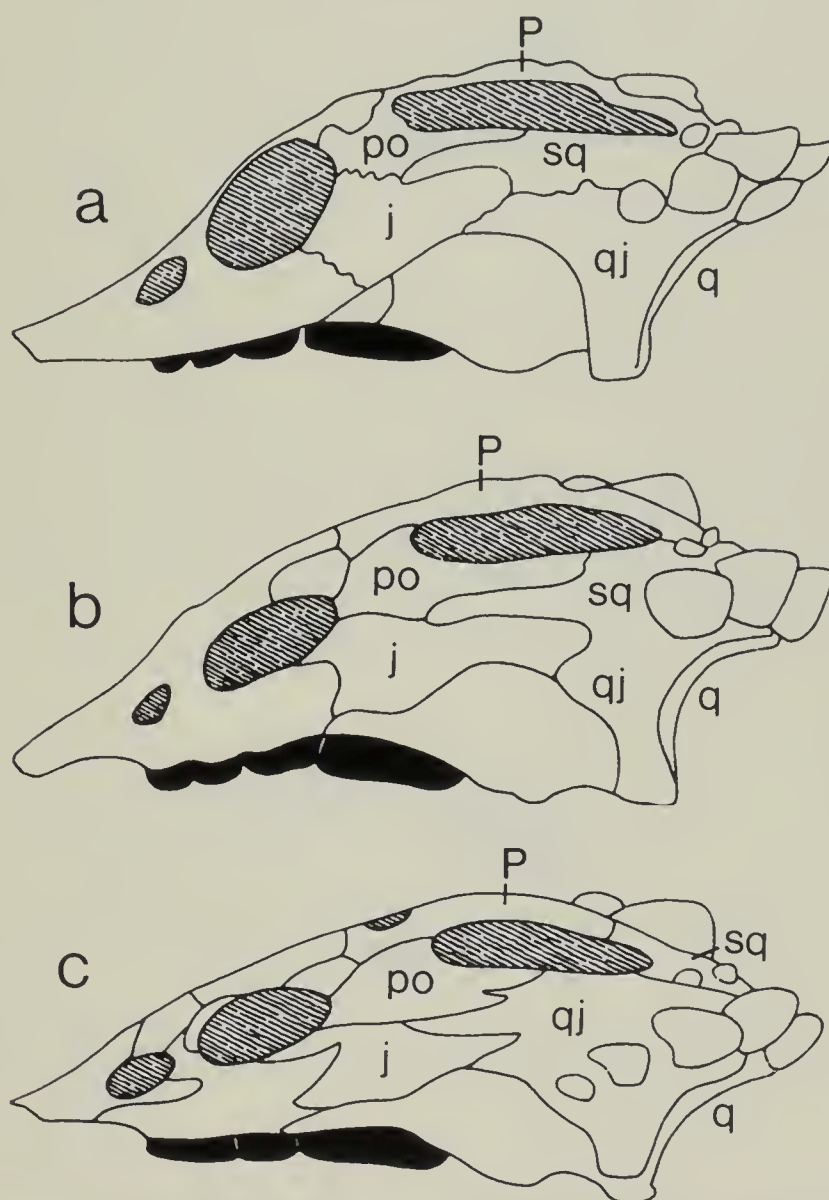


Fig. 4 – Ricostruzioni della regione temporo-jugale di *Placochelys placodonta* secondo Jaekel 1907 (a), Huene 1931 (b), Kuhn-Schnyder 1963 e 1980 (c). Abbreviazioni come per la fig. 3.

Macropalacus raeticus

La lunga sutura orizzontale separante il quadrato-jugale dallo squamoso fu solo supposta da Schubert-Klempnauer in *Macropalacus raeticus* (1975, fig. 3 e 4).

Tale sutura in realtà non esiste: l'arcata temporale è formata da postorbitale, jugale e quadrato-jugale; il quadrato-jugale prende parte ampiamente alla formazione del margine laterale della finestra temporale e separa il postorbitale dallo squamoso (fig. 5). La regione temporo-jugale di questa specie corrisponde perfettamente a quella di *Psephoderma alpinum*.

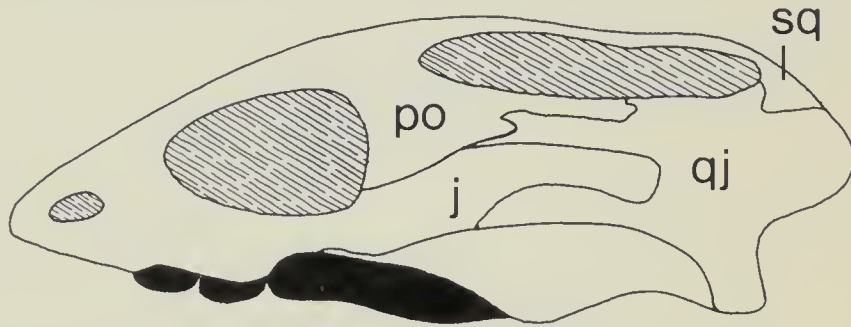


Fig. 5 – Nuova ricostruzione della regione temporo-jugale di *Macropalacus raeticus*. Abbreviazioni come per la fig. 3.

Psephoderma alpinum

Il cranio del Retico del Monte Cornizzolo in ottime condizioni di conservazione studiato da me nel 1976 e nel 1980 (e non analizzato da Sues) mostra chiaramente che anche in questa specie l'arcata temporale è costituita da tre sole ossa, anteriormente il postorbitale e lo jugale, posteriormente il quadrato-jugale molto sviluppato. Lo squamoso è arretrato, entra a far parte del margine della fossa temporale solo posteriormente per un tratto molto breve, ed è largamente separato dal postorbitale (fig. 6).

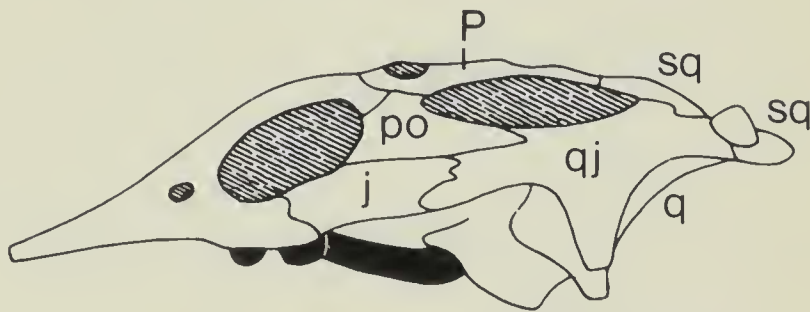


Fig. 6 – Ricostruzione della regione temporo-jugale di *Psephoderma alpinum* secondo Pinna 1976 e 1980. Abbreviazioni come per la fig. 3.

Cyamodus hildegardis

In un esemplare di *Cyamodus hildegardis* della Grenzbitumenzone di Monte San Giorgio (Paläontologisches Institut der Universität, Zürich), fossi-

lizzato in norma ventrale è visibile la superficie interna dell'arcata temporale sinistra. In essa si vedono chiaramente le suture che separano tre ossa: posteriormente il quadrato-jugale che giunge fino al margine esterno della finestra temporale, anteriormente lo jugale e superiormente fra le due il postorbitale che posteriormente è in contatto con il quadrato-jugale.

Anche in questa specie perciò squamoso e postorbitale non sono in contatto.

Paraplagodus broilii

La regione temporo-jugale di *Paraplagodus broilii* è stata ricostruita sull'esemplare conservato nel Bayerische Staatsammlungen für Paläontologie di Monaco.

Si tratta di un cranio quasi completo, seguito da alcune ossa della regione cervicale e del cinto scapolare. Il cranio è fossilizzato in norma laterale ed è fortemente compresso, cosicchè molte ossa sono fratturate e incomplete e una ricostruzione completa non è perciò possibile.

Nell'esemplare sono stati tuttavia identificati gli elementi principali che hanno permesso una buona ricostruzione della regione orbitale e della regione temporo-jugale (fig. 7).

L'orbita è limitata anteriormente da uno sviluppato prefrontale, inferiormente dallo jugale e superiormente e posteriormente dal postorbitale e, in parte, dal postorbitale.

La finestra temporale è molto allungata in senso antero-posteriore ed è limitata dal postorbitale, dal postorbitale e dallo squamoso.

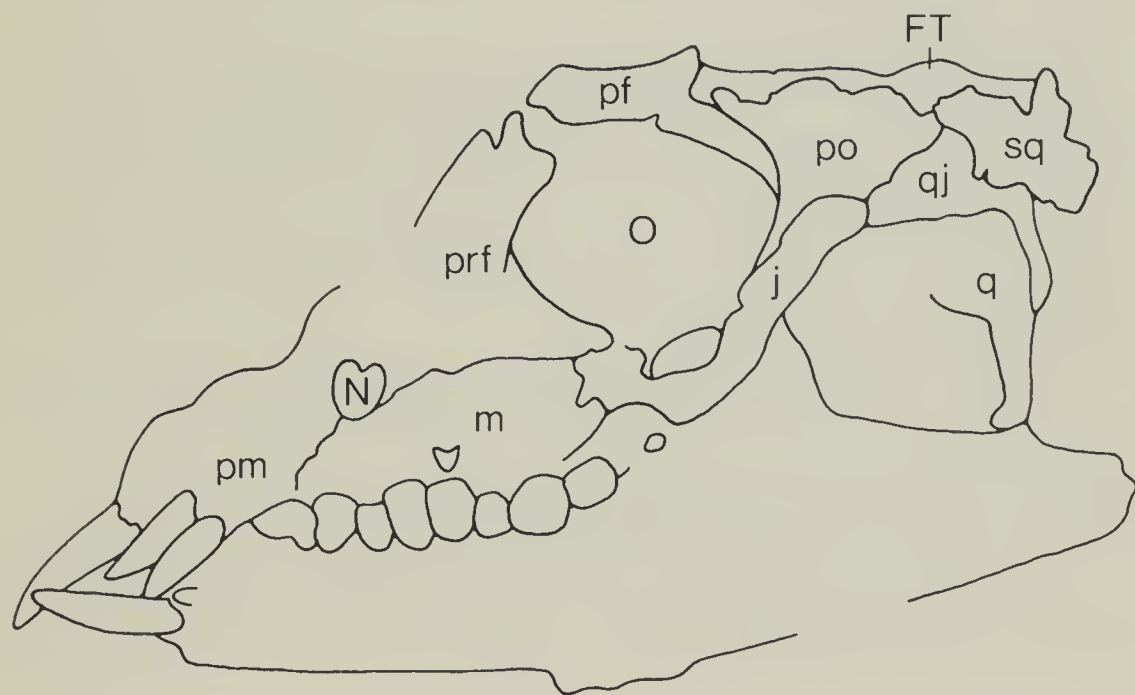


Fig. 7 — Anatomia del cranio di *Paraplagodus broilii*, esemplare del Bayerische Staatsammlungen für Paläontologie di Monaco ($\times 0,9$).

FT = finestra temporale; j = jugale; m = mascellare; N = narice; O = orbita; pf = posfrontale; pm = premaxillare; po = postorbitale; prf = prefrontale; q = quadrato; qj = quadrato-jugale; sq = squamoso.

La regione temporo-jugale è formata da un postorbitale molto ampio in contatto inferiormente con lo jugale che ha la forma di una barra stretta e allungata disposta trasversalmente, posteriormente con lo squamoso e con il quadrato-jugale. Lo squamoso è poco sviluppato ed ha un contatto molto ristretto con il postorbitale. Il quadrato-jugale ha invece un'ampio contatto con il postorbitale ed è a sua volta in contatto con lo jugale.

Lo jugale e il quadrato-jugale sono arcuati e formano così un'ampia e profonda emarginazione del margine inferiore dell'arcata temporale.

Modificazioni della regione temporo-jugale nei placodonti

L'analisi della regione temporo-jugale delle diverse specie di placodonti permette di effettuare le seguenti considerazioni:

1. Nei placodonti primitivi vi è una profonda emarginazione dell'arcata temporale, limitata dallo jugale e dal quadrato-jugale. Lo jugale e il quadrato-jugale sono ossa meno sviluppate che nei placodonti evoluti, lo jugale in particolare è una barra stretta e allungata trasversalmente. Il contatto fra jugale e quadrato-jugale è molto ristretto. Il postorbitale e lo squamoso sono in contatto. Il quadrato-jugale si inserisce fra il postorbitale e lo squamoso senza tuttavia giungere al margine della finestra temporale.

2. In tutti i placodonti evoluti (*Placodus*, *Cyamodus*, *Placochelys*, *Macropacus* e *Psephoderma*) persiste, seppure in minor misura, l'emarginazione inferiore dell'arcata temporale, lo jugale è un osso relativamente alto, il quadrato-jugale è molto ampio, lo squamoso è ridotto nella regione temporale, ed è separato dal postorbitale.

3. La struttura della regione temporo-jugale nei placodonti evoluti è il risultato di modificazioni dovute allo sviluppo dello jugale e del quadrato-jugale. Tale sviluppo ha avuto luogo parallelamente alla specializzazione della dentatura e deve essere messo in relazione alla necessità di creare una solida struttura dell'arcata temporale.

Lo sviluppo dello jugale e del quadrato-jugale avvenuto durante il passaggio dai placodonti primitivi ai placodonti evoluti ha portato alle seguenti modifiche della regione temporo-jugale:

- a - riduzione del postorbitale;
- b - riduzione dello squamoso che prende poca parte alla formazione della regione temporo-jugale ed è limitato alla regione marginale posteriore del cranio;
- c - separazione del postorbitale dallo squamoso;
- d - parziale chiusura della emarginazione inferiore dell'arcata temporale.

4. La separazione del postorbitale dallo squamoso, lo sviluppo dello jugale e del quadrato-jugale, l'ampia sutura fra queste due ossa e la parziale chiusura dell'emarginazione inferiore dell'arcata temporale caratterizzanti i placodonti evoluti, sono caratteri secondari.

Le affinità dei placodonti

Mazin (1982 e 1988) e Sues (1987) hanno interpretato l'emarginazione inferiore dell'arcata temporale dei placodonti come il segno della presenza di

un'originaria fossa temporale inferiore ed hanno perciò stabilito, con modalità diverse e con differenti motivazioni, un'origine diapside per i placodonti.

L'ipotesi di Sues, secondo cui i placodonti devono essere considerati Neodiapsida, è stata respinta da Kuhn-Schnyder (1988) che non ha ritenuto valide le ragioni addotte dall'autore.

Secondo Kuhn-Schnyder l'emarginazione inferiore dell'arcata temporale non sarebbe indicativa di un'origine diapside e lo sviluppo dello jugale e del quadrato-jugale indicherebbe al contrario l'assenza di una primitiva fossa temporale inferiore. L'ampio contatto fra jugale e quadrato-jugale sarebbe primario e non secondario e i placodonti deriverebbero perciò, secondo questo autore, da un'originaria forma anapside.

L'ipotesi di Mazin di un'origine diapside dei placodonti e di una relazione fra placodonti e ittiotterigi, non è stata discussa da Kuhn-Schnyder e non è stata considerata degna di nota da Sues. Alla luce dello studio della regione temporo-jugale dei placodonti e della ricostruzione del cranio di *Paraplacodus*, questa ipotesi è risultata essere la più plausibile.

Secondo Mazin il contatto fra jugale e quadrato-jugale presente nei placodonti è secondario e l'origine di questi rettili deve essere ricercata in una forma diapside in cui la fossa temporale inferiore si sarebbe aperta verso il basso per la rottura della connessione fra jugale e quadrato-jugale e l'arco inferiore si sarebbe poi ricostituito al di sopra della primitiva fossa temporale inferiore.

Questo meccanismo avrebbe portato a una serie di modificazioni corrispondenti a diversi livelli di organizzazione della regione temporo-jugale, ciascuno dei quali corrisponderebbe a sua volta a un diverso gruppo di rettili acquatici triassici: sauroterigi, placodonti e ittiotterigi (Mazin 1988 fig. 103, pag. 192).

Sebbene questo meccanismo sia così complesso da poter apparire improbabile, esso sembra trovare una conferma nella struttura della regione temporo-jugale di *Paraplacodus broilii* che mostra grandi analogie con la regione temporo-jugale degli ittiotterigi primitivi (*Grippia* e esemplare SVT 331) e che sembra collocarsi perfettamente nella linea di modificazioni ipotizzate da Mazin (vedi n. 3 di fig. 103, 1988).

In particolare vanno messe in evidenza le grandi analogie esistenti fra *Paraplacodus* e l'esemplare SVT 331 per quanto riguarda la forma e la disposizione dello jugale, del quadrato-jugale e del postorbitale e la costruzione dell'emarginazione inferiore dell'arcata temporale.

Allo stato attuale delle conoscenze è difficile stabilire se *Paraplacodus*, e quindi i Placodonti, derivino dalla stessa forma diapside da cui Mazin fa derivare i sauroterigi, restano tuttavia molto probabili sia un'origine diapside per i placodonti, sia strette affinità fra placodonti e ittiotterigi.

Ringraziamenti

Ringrazio Peter Wellnhofer del Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie di Monaco e Hans Rieber del Paläontologisches Institut und Museum dell'Università di Zurigo per avermi permesso di analizzare i placodonti conservati nei loro istituti.

Bibliografia

- Broili F., 1912 - Zur Osteologie des Schädels von Placodus. *Paleontographica*, 59: 147-156.
- Jaekel O., 1907 - *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakony. *Res. Wiss. Erfor. Balaton*, 1: 3-90.
- Kuhn-Schnyder E., 1963. Wege der Reptiliensystematik. *Päleont. Z.*, 37: 61-87.
- Kuhn-Schnyder E., 1980. Observations on temporal openings of reptilian skull and the classification of reptiles. In L. Jacobs: Aspects of vertebrate History. *Mus. Northern Arizona Press*. 153-175.
- Kuhn-Schnyder E., 1988. The relationships of the Placodontia. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 1989 H1: 17-22.
- Mazin J. M., 1982 - Affinités et phylogénie des Ichthyopterygia. *Geobios*, 6: 85-98.
- Mazin J. M., 1988 - Paléobiogéographie des reptiles marins du Trias. *Mém. Sc. Terre Univ. Curie, Paris*, 8: 313 pagg.
- Pinna G., 1976 - Osteologia del cranio del rettile placodonte *Placochelyanus stoppanii* (Osswald, 1930) basata su un nuovo esemplare del Retico lombardo - *Atti Soc. Ital. Sc. Nat. Museo Milano*, 117 (1-2): 3-45.
- Pinna G., 1980 - *Psephoderma alpinum* Meyer, 1858: rettile placodonte del Retico europeo. *Volume Sergio Venzo, Univ. di Parma*: 149-157.
- Sues H. D., 1987 - On the skull of *Placodus gigas* and the relationships of the placodontia. *Journ. Vert. Paleont.* 7: 138-144.